

# Notes sur l'évolution du genre *Baptistonia* (Orchidaceae, Oncidiinae)<sup>1</sup>

Guy R. Chiron\*

**Mots-clés :** *Baptistonia*, Brésil, évolution, hybridation naturelle, théorie des refuges.

## Résumé

A partir de résultats publiés ou en cours de publication, trois phénomènes sont invoqués pour expliquer les relations phylogénétiques entre les espèces de *Baptistonia* et leur distribution géographique actuelle. Trois espèces trouvent leur origine dans l'hybridation naturelle d'autres taxons. La composition chimique des huiles florales soutient l'hypothèse selon laquelle les quatre principaux groupes d'espèces qui constituent le genre sont apparus par diversification sympatrique en rapport avec la diversité des pollinisateurs. Enfin, une grande partie de la diversité du genre est due à la spéciation allopatrique liée à la théorie des refuges paléontologiques.

## Abstract

**Notes on the evolution of *Baptistonia* (Orchidaceae, Oncidiinae)** – Based on results published or in the process of being published, three phenomena are put forward to explain the relationships between the species of *Baptistonia* and their present geographical distribution. The origin of three species is to be found in the natural hybridization of other taxa. The chemical composition of floral oils supports the hypothesis that the main four groups of species appeared by sympatric diversification, in relation with pollinator diversity. Finally, most of the genus diversity is due to allopatric diversification in relation with the paleontological refuge model.

---

<sup>1</sup> manuscrit reçu le 23 février 2009, accepté le 12 mai 2009.

## Resumo

**Evolução do gênero *Baptistonia* (Orchicaceae, Oncidiinae)** – Três fenômenos podem explicar as relações filogenéticas entre as espécies de *Baptistonia* como a sua distribuição geográfica presente. A hibridação natural é à origem de três táxons. A composição química dos óleos florais defende a hipótese de que os quatro grupos principais surgiram através da diversificação simpátrica, em relação à diversidade dos polinizadores. Enfim, a maioria das espécies surgiram pela especiação alopátrica, em relação ao modelo dos refugios paleontológicos.

## Introduction

Le genre *Baptistonia* Barbosa Rodrigues *sensu* Chiron & V.P. Castro comprend 23 espèces essentiellement brésiliennes et une sous-espèce endémique du Paraguay (Chiron, 2008). La distribution géographique des espèces actuelles de *Baptistonia* et les interactions entre cette distribution et certains caractères de la forêt atlantique brésilienne ont été discutées dans Chiron (2007a). Les *Baptistonia* se rencontrent dans la forêt ombrophile dense au sud du 15<sup>ème</sup> degré de latitude Sud.

Cette limite est également celle qui sépare les divisions écologiques nord et sud du biome « Mata Atlântica » (Tonhasca, 2005). Dans la division écologique sud, on reconnaît généralement deux grands centres d'endémisme : l'un (centre d'endémisme 1) inclut le sud de l'état de Bahia et l'état d'Espírito Santo, y compris l'extrémité orientale de la Serra da Mantiqueira. L'autre (centre d'endémisme 2) comprend la Serra do Mar depuis la moitié sud de l'état de Rio de Janeiro jusqu'à la ville de São Paulo. Une large région plus sèche, correspondant à la vallée inférieure du Rio Paraíba, sépare ces deux centres d'endémisme. La Mata Atlântica est un des hauts lieux mondiaux de la biodiversité et plusieurs auteurs ont rattaché cela à la théorie des refuges paléontologiques dans les zones néotropicales (voir notamment Haffer, 1969, 1987 ; Whitmore & Prance, 1987 ; Haffer & Prance, 2002). Selon ce modèle, des changements climatiques liés aux cycles de Milankovitch se sont produits à différentes époques de l'histoire terrestre au cours du Cénozoïque, entraînant la fragmentation de certains biotopes. Selon le cas, les populations isolées

dans les fragments ainsi créés se sont éteintes, ou sont restées inchangées ou, pour certaines, ont évolué vers des sous-espèces ou des espèces distinctes. Cette théorie prétend expliquer le haut degré de biodiversité et d'endémisme observé dans les forêts tropicales. Malgré des oppositions récentes (Colinvaux 1998; Colinvaux & de Oliveira 2000, 2001; Colinvaux *et al.* 1996, 1997, 2000), elle reste encore une intéressante hypothèse de travail (Haffer & Prance, 2002). Pour la Mata Atlântica, l'observation des actuelles zones climatiques (IBGE, 2002) donne à penser qu'il y a eu très probablement au moins trois lignes de fragmentation principales. L'une (ligne de fragmentation 1) a provoqué une séparation littoral-intérieur et est constituée par la vallée supérieure du Rio Paraíba, entre la Serra do Mar et la Serra da Mantiqueira, ainsi que par les basses terres entre la Serra do Mar et la Serra Geral plus intérieure, dans les états du Paraná et de Santa Catarina. Les deux autres ont provoqué des fragmentations nord-sud : vallée du Rio Paraíba, entre les centres d'endémisme 1 et 2 (ligne de fragmentation 2) et vallée du Rio Itararé entre les états de São Paulo et du Paraná (ligne de fragmentation 3).

Les relations phylogénétiques entre les espèces de *Baptistonia* ont été obtenues grâce à une approche multidisciplinaire incluant le séquençage moléculaire de certaines régions des plastides, l'utilisation de marqueurs ISSR, l'analyse chimique des huiles florales et l'analyse cladistique des caractères morphologiques (Chiron *et al.* 2009). Lorsque l'on reporte la distribution géographique des espèces sur l'arbre phylogénétique du genre, on remarque (a) que chaque groupe comprend au moins une espèce endémique du centre d'endémisme 1 et (b) que *Baptistonia colorata* (Königer & J.G. Weinmann) Chiron, espèce sœur du reste du genre, est également endémique de cette région. Cela suggère que l'évolution du genre s'est effectuée par étapes successives sur l'ensemble de l'aire de distribution et non par vicariance linéaire. Ces observations sont en cohérence avec le modèle des refuges paléontologiques dans les régions néotropicales.

La spéciation graduelle dans des populations géographiquement isolées est considérée comme l'un des principaux mécanismes de spéciation (Dressler, 1990), mais d'autres phénomènes peuvent être avancés pour expliquer l'évolution du genre. L'un d'eux est relatif à l'échange de gènes par hybridation naturelle. Sur la base de caractères morphologiques, Chiron (2007b) a proposé que trois espèces actuelles pourraient être issues de

l'hybridation naturelle d'autres espèces dans des populations qui ont ensuite pu se fixer. D'un autre côté, l'évolution de la composition des huiles florales chez les ancêtres des quatre sections principales de *Baptistonia* (Chiron *et al.* 2009) suggère quant à elle une différenciation liée aux pollinisateurs. En effet, l'adaptation à un pollinisateur différent est également un facteur critique de spéciation (Dressler, 1990).

Le présent article fait appel à chacune de ces hypothèses pour expliquer les différentes différenciations qui ont mené à l'actuelle composition du genre *Baptistonia*.

## Méthodes

L'ensemble des données de base utilisées dans cet article est issu de résultats antérieurs. Le matériel et les méthodes utilisés pour l'obtention de ces résultats ont été décrits dans les articles correspondants.

### *Hybridation naturelle*

Les hypothèses d'hybridation naturelle basées pour l'essentiel sur les variations morphologiques ont été vérifiées par l'étude d'autres données, obtenues dans le cadre d'autres travaux : données morphométriques (non publiées), marqueurs ISSR (*Inter-simple sequence repeat*) dominants (Chiron *et al.*, 2009), données anatomiques (Chiron & Guiard, 2008).

Les données morphométriques ont été obtenues en mesurant 26 caractères quantitatifs sur les fleurs. Ces caractères sont illustrés sur le schéma de la figure 1. Tous sont habituellement utilisés sur les fleurs d'orchidées. Selon les espèces (et la disponibilité du matériel), les mesures ont été effectuées sur 5 à 8 spécimens. Ces données ont été exploitées par analyse multivariable à l'aide du logiciel PAST (Hammer *et al.*, 2007), en utilisant l'analyse des coordonnées principales et la distance de Gower. Une opération préliminaire obligatoire consiste à normaliser les mesures en appliquant à chaque valeur  $X_{ij}$  (grandeur  $j$  mesurée sur l'échantillon  $i$ ) l'opération

$$X'_{ij} = (X_{ij} - M_j) / ET_j$$

où  $M_j$  et  $ET_j$  sont respectivement la moyenne et l'écart-type de la grandeur  $X_j$  sur tous les échantillons. Les positions respectives, le long des deux ou trois premiers axes de coordonnées principales, des échantillons des deux espèces parentes et de leur hybride supposé constituent un argument en

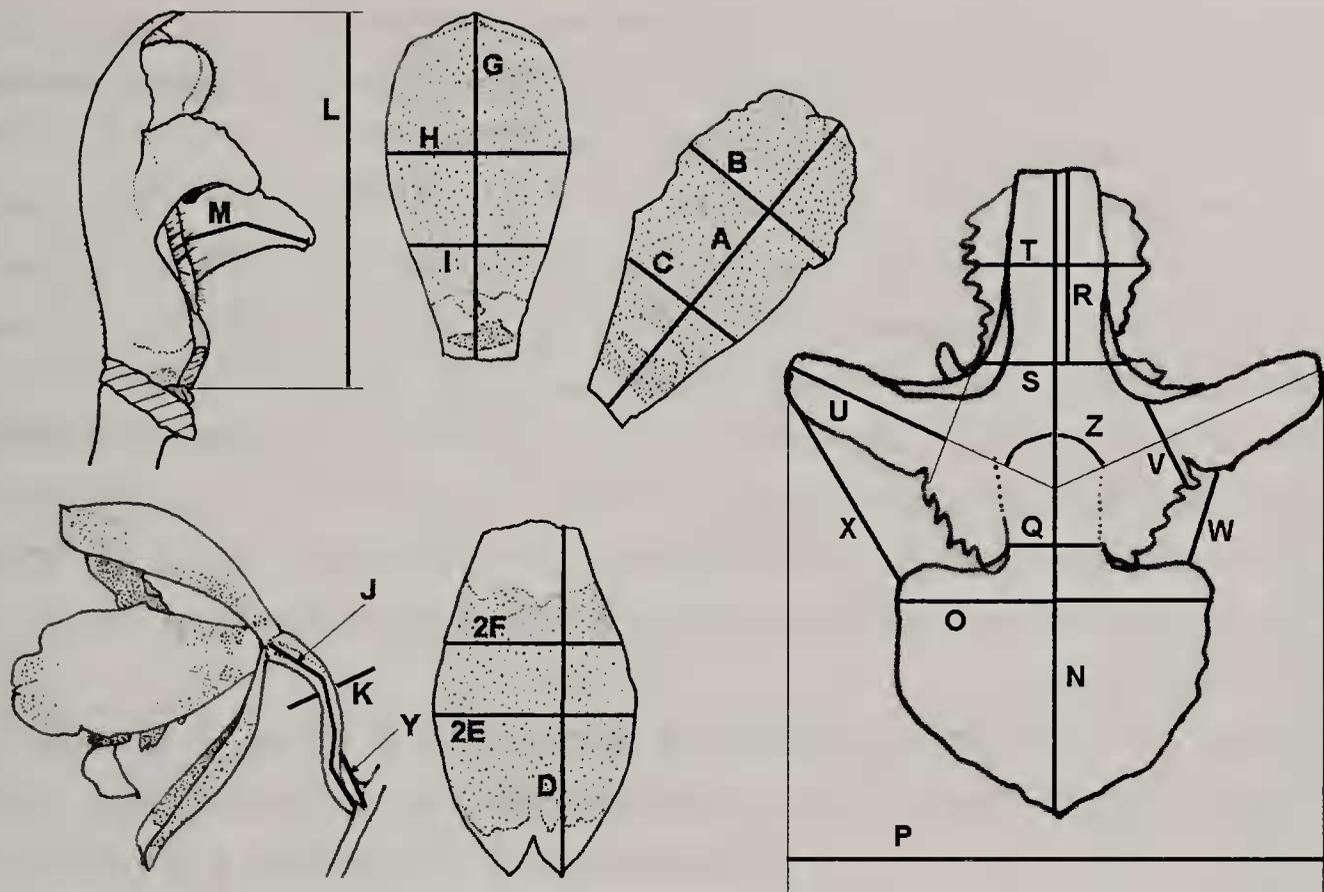


Fig. 1 : Schéma des mesures effectuées sur les fleurs de *Baptistonia*

- |   |  |   |   |
|---|--|---|---|
| A | longueur des pétales   | O | largeur maximum du lobe médian du labelle   |
| B | largeur maximum des pétales  | P | largeur du labelle mesurée au niveau des lobes latéraux étalés                              |
| C | largeur des pétales mesurée au tiers de leur longueur à partir de la base  | Q | largeur de l'isthme (minimum)   |
| D | longueur des sépales latéraux  | R | longueur de l'onglet du labelle   |
| E | largeur maximum des sépales latéraux (ou demi-largeur maximum du synsépale lorsque les sépales latéraux sont soudés) | S | largeur de l'onglet mesurée à sa base   |
| F | largeur des sépales latéraux mesurée au tiers de la longueur des sépales à partir de la base                         | T | largeur de l'onglet mesurée à mi-longueur   |
| G | longueur du sépale dorsal  | U | longueur d'un lobe latéral du labelle   |
| H | largeur maximum du sépale dorsal   | V | largeur du lobe latéral mesurée à sa base   |
| I | largeur du sépale dorsal mesurée au tiers de sa longueur à partir de la base   | W | largeur des sinus du labelle mesurée à la base de ceux-ci                                   |
| J | longueur de l'ovaire pédicellé   | X | largeur des sinus mesurée depuis l'extrémité d'un lobe latéral jusqu'au coin du lobe médian |
| K | diamètre de l'ovaire mesuré à sa base  | Y | longueur de la bractée florale  |
| L | longueur de la colonne   | Z | angle délimité par les lobes latéraux du labelle  |
| M | longueur des ailes de la colonne   |   |   |
| N | longueur du labelle  |   |   |

faveur ou en défaveur de l'hypothèse d'hybridation. Cet argument est d'autant plus fort que la part de la variance des données représentée par les coordonnées principales pertinentes est élevée.

Les marqueurs ISSR (Zietkiewicz *et al.*, 1994) sont des marqueurs moléculaires hypervariables dominants. Leur distribution entre divers taxons permet d'évaluer le degré de parenté de ces derniers. Les méthodes mises en œuvre pour extraire l'ADN, amplifier les ISSR et détecter les locus ont été présentées dans Chiron *et al.* (2009). Là encore, l'ensemble des données relatives à un hybride naturel supposé et à ses parents a été transformé par analyse des coordonnées principales, mais en utilisant la distance de Jaccard comme recommandé par Hammer *et al.* (2007) pour ce type de données.

L'étude de l'anatomie foliaire des *Baptistonia* (Chiron & Guiard, 2008) a montré que la densité de stomates était un caractère très variable à l'intérieur du genre, mais généralement peu variable à l'intérieur d'une espèce donnée, sauf précisément chez les espèces supposées d'origine hybride. Nous avons vérifié que, pour chacune de ces dernières, la plage de variation de cette densité était comprise entre les valeurs obtenues pour chacun des parents.

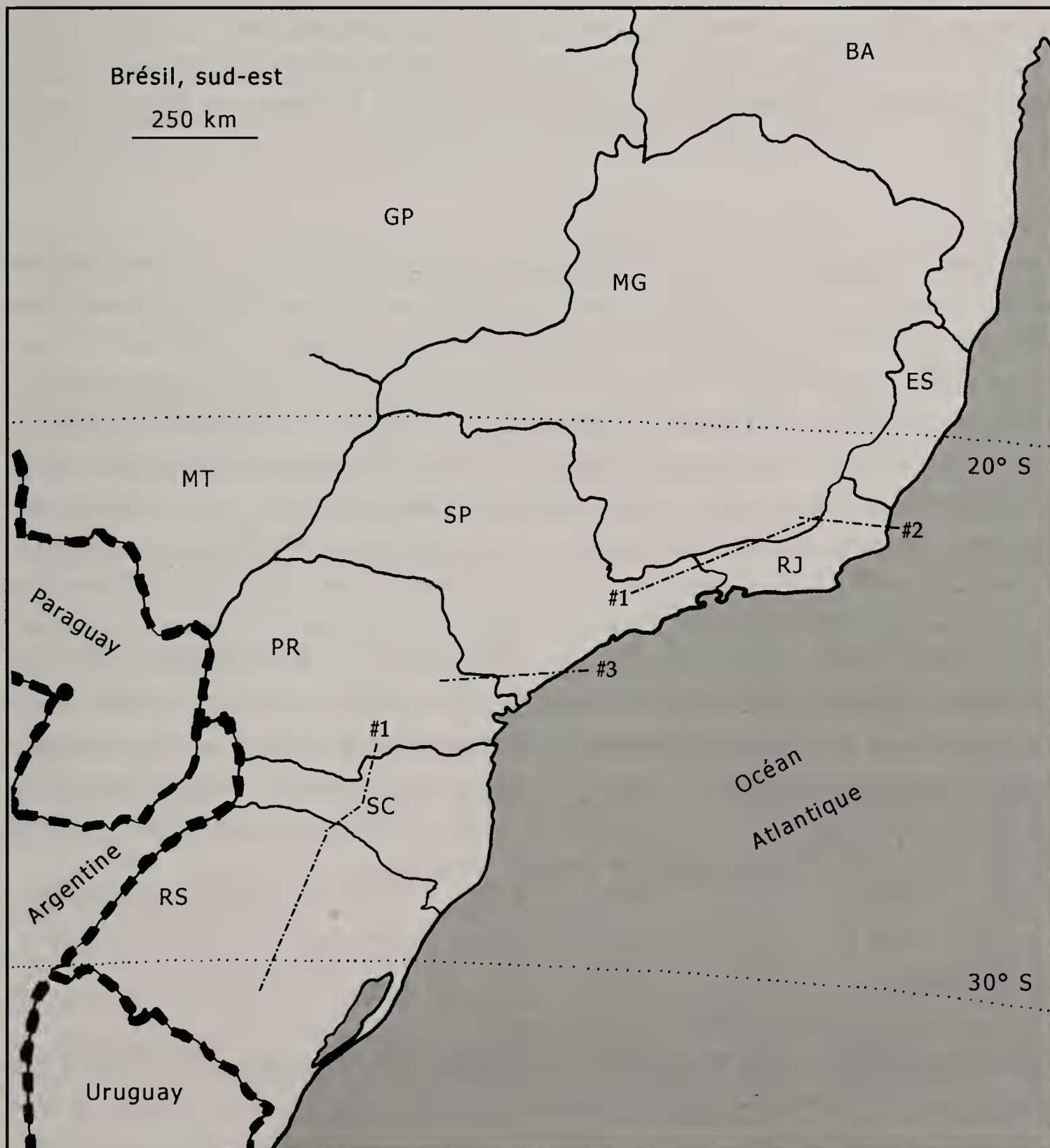
### *Evolution liée à la théorie des refuges*

A partir de la répartition géographique des différentes espèces actuelles de *Baptistonia* (Chiron, 2007a), et des relations de parenté entre espèces illustrées par l'arbre phylogénétique donné par Chiron *et al.* (2009), il est possible de proposer une aire de présence probable de l'ancêtre commun d'un groupe monophylétique donné d'espèces. Et ainsi de suite en remontant le temps, en cherchant à minimiser les déplacements géographiques le long de l'ensemble des branches.

Compte tenu des trois grandes lignes de fragmentation évoquées en introduction, les principales unités géographiques (UG) retenues pour cette étude sont définies ainsi (Fig. 2) :

- UG1 : Espírito Santo et sud de Bahia (essentiellement Serras do Castelo et das Trempe), au nord de la ligne de fragmentation #2 « vallée inférieure du Rio Paraiba »,
- UG2 : Serra da Mantiqueira et Serra do Mar depuis la Serra dos Orgãos (RJ) jusqu'à la Serra Paranapiacaba (SP), au sud de cette ligne de fragmentation #2 et au nord de la ligne de fragmentation #3 « vallée du Rio Itararé »,

- UG3 : Serra do Mar et Serra Geral au sud de cette ligne de fragmentation #3, les deux dernières UG étant divisées le long de la ligne de fragmentation #1 en « intérieur » (I) et « littoral » (L).



**Fig. 2 : Carte du sud-est du Brésil montrant la position des lignes de fragmentation supposées**

#1, #2, #3 : lignes de fragmentation 1, 2 et 3

Selon la théorie des refuges, lorsque survient un épisode de sécheresse, une espèce se retrouve fragmentée en deux populations isolées de part et d'autre de la ligne de fragmentation. Ces deux populations peuvent alors évoluer vers de nouvelles espèces par spéciation allopatrique. Entre les périodes de sécheresse, l'aire de présence de ces espèces peut s'étendre à nouveau, avant de se fragmenter lors d'un prochain épisode sec.

Chaque fois qu'un nœud de l'arbre phylogénétique était susceptible de correspondre à une telle spéciation par fragmentation le long d'une des trois lignes de fragmentation, nous l'avons placé à l'intérieur d'un épisode sec.

### *Composition chimique des huiles florales*

Les fleurs des *Baptistonia* sécrètent des huiles utilisées par les abeilles anthophorides, qui, en retour, participent à leur fécondation. L'ensemble des composés chimiques de ces huiles peut être réparti en diverses classes dont deux majoritaires (alcane et acides gras) et trois intermédiaires (diènes, alcènes et composés aliphatiques) (Chiron *et al.*, 2009). Les teneurs en ces différentes classes de composés varient d'une espèce à l'autre et il est généralement admis que ces variations traduisent une coévolution des espèces d'orchidées et des espèces d'abeilles qui visitent leurs fleurs (Dressler, 1990). Les différences de pollinisateurs constituant des barrières à l'échange de gènes entre groupes végétaux, elles peuvent être un facteur de diversification entre populations sympatriques. Les teneurs chez les ancêtres successifs des espèces actuelles à partir des teneurs observées chez ces dernières ont été reconstruites en cherchant à minimiser la variance totale des teneurs depuis l'ancêtre d'un groupe jusqu'aux espèces actuelles de ce groupe. Les variations chez les ancêtres des quatre groupes ont été rapprochées de la topologie de l'arbre à ce niveau.

## **Résultats**

### *Diversification par hybridation naturelle*

Les trois espèces pour lesquelles l'hypothèse d'une origine hybride a été proposée par Chiron (2008) sont *Baptistonia damacenoii* Chiron & V.P. Castro (hybride naturel supposé de *B. cruciata* [Reichenbach f.] V.P. Castro & Chiron et *B. lietzei* [Regel] Chiron & V.P. Castro), *B. gutfreundiana* (Chiron & V.P. Castro) Chiron & V.P. Castro (hybride naturel supposé de *B. silvana* [V.P. Castro & Campacci] V.P. Castro & Chiron et *B. cornigera* [Lindley]

Chiron & V.P. Castro) et *B. riograndensis* (Cogniaux) V.P. Castro & Chiron (hybride naturel supposé de *B. cornigera* et *B. albinoi* [Schlechter] Chiron & V.P. Castro).

Chacune d'elles comporte en fait une seule population, limitée à une aire géographique plutôt restreinte et située en limite de la zone de présence de l'un des parents supposés. Il s'agit respectivement de la Serra do Castelo (ES), entre 500 et 800 m, de la Serra das Trempes (BA), entre 300 et 500 m, et de la vallée du Rio Cai (RS), entre 300 et 500 m d'altitude.

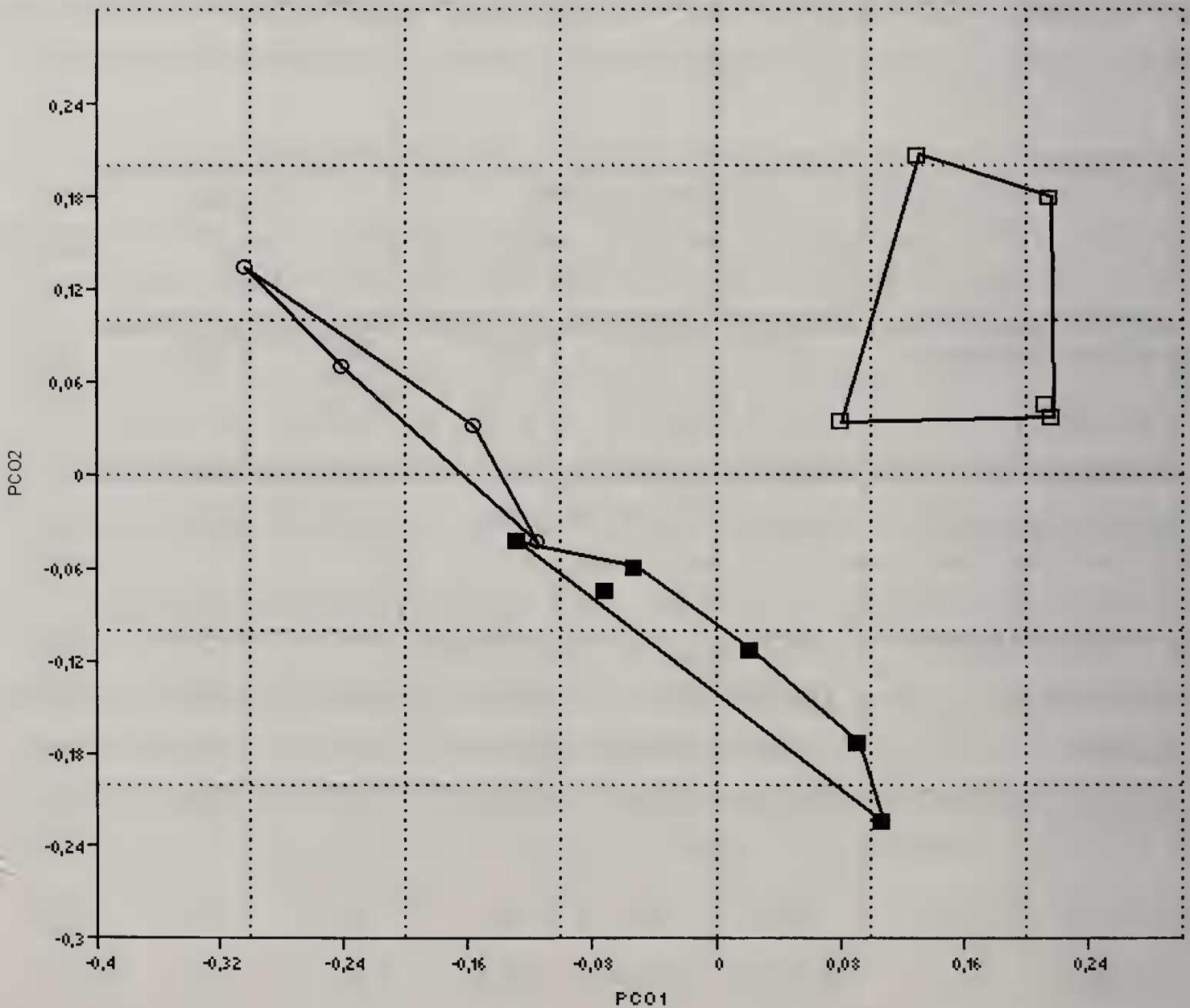
Les résultats de l'analyse des coordonnées principales des données morphométriques de ces taxons pris trois à trois sont donnés sur le tableau 1.

|                         | morphométrie |        |        | ISSR   |        |        |
|-------------------------|--------------|--------|--------|--------|--------|--------|
|                         | PCO1         | PCO2   | PCO3   | PCO1   | PCO2   | PCO3   |
| part de la variance     | 44%          | 23%    | 10%    | 38%    | 28%    | 9%     |
| <i>B. cornigera</i>     | 0,170        | 0,100  | 0,011  | 0,111  | 0,125  | 0,018  |
| <i>B. silvana</i>       | -0,205       | 0,047  | -0,029 | -0,205 | 0,007  | -0,003 |
| <i>B. gutfreundiana</i> | -0,005       | -0,115 | 0,010  | 0,094  | -0,132 | -0,015 |
| part de la variance     | 41%          | 8%     | 7%     | 40%    | 15%    | 10%    |
| <i>B. cruciata</i>      | 0,078        | -0,015 | 0,096  | 0,120  | -0,078 | 0,000  |
| <i>B. lietzei</i>       | -0,025       | -0,025 | -0,028 | -0,177 | 0,014  | -0,010 |
| <i>B. damacenoii</i>    | 0,009        | 0,081  | 0,002  | 0,155  | 0,101  | 0,021  |
| part de la variance     | 41%          | 18%    | 9%     | 39%    | 19%    | 10%    |
| <i>B. albinoi</i>       | 0,005        | -0,068 | 0,001  | 0,124  | 0,135  | -0,040 |
| <i>B. cornigera</i>     | -0,211       | 0,083  | 0,002  | 0,079  | -0,113 | 0,084  |
| <i>B. riograndensis</i> | 0,143        | 0,049  | -0,002 | -0,202 | -0,022 | -0,044 |

**Tableau 1**

moyenne des valeurs sur les axes 1, 2 et 3 des coordonnées principales (PCO) pour chaque taxon et part de la variance des données représentée par chacun de ces trois axes, en analyse multivariable des données morphométriques et ISSR

- *B. gutfreundiana* est en position intermédiaire sur l'axe 1, responsable de 44% de la variance des données – voir figure 3 à titre illustratif ;
- *B. damacenoï* est en position intermédiaire sur les axes 1 (41% de la variance) et 3 (7%) ;
- *B. riograndensis* est en position intermédiaire sur l'axe 2 (18% de la variance).

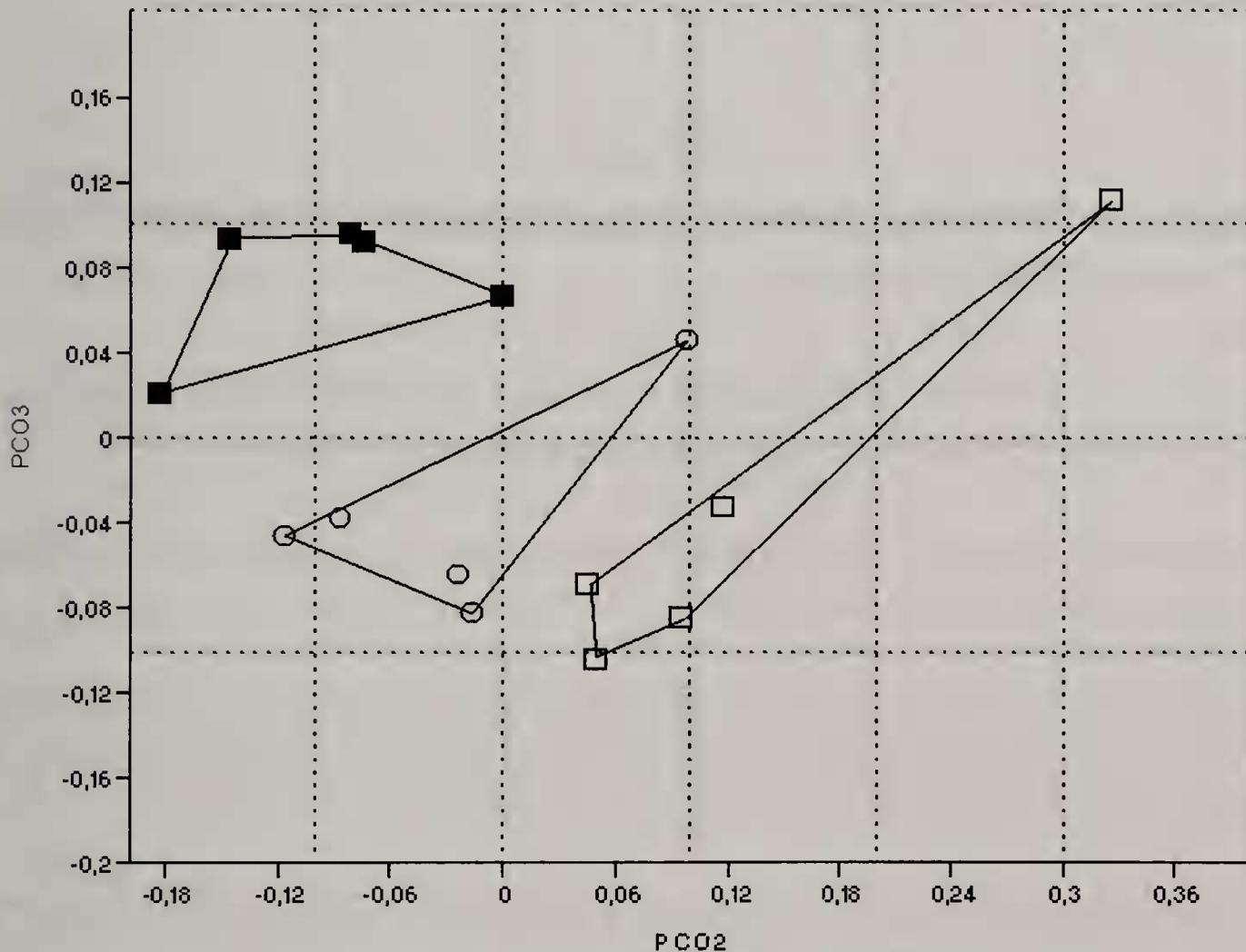


**Fig. 3 : Analyse des coordonnées principales (PCO) des données morphométriques**

position des spécimens de *Baptistonia silvana* (O), *B. gutfreundiana* (■) et *B. cornigera* (□) dans le système d'axes PCO1-PCO2

Dans l'analyse des coordonnées principales des marqueurs ISSR (Tab. 1), seul *B. riograndensis* se trouve en position intermédiaire sur l'un des trois premiers axes (l'axe 2, qui représente 19% de la variance – Fig. 4).

*B. gutfreundiana* présente sur l'axe 1 une valeur voisine de celle de *B. cornigera* et sur l'axe 3 une valeur proche de celle de *B. silvana*. En outre l'arbre couvrant minimum (*Minimal Spanning Tree* en anglais), qui est le plus court ensemble possible de lignes reliant la totalité des échantillons, place *B. gutfreundiana* entre les deux autres taxons.



**Fig. 4 : Analyse des coordonnées principales (PCO) des données ISSR**

position des spécimens de *Baptistonia albinoi* (□), *B. riograndensis* (O) et *B. cornigera* (■) dans le système d'axes PCO2-PCO3

Enfin, les mesures de densité de stomates (Tab. 2) sur les limbes foliaires (Chiron & Guiard, 2008) montrent (a) que les densités mesurées sur les feuilles des espèces hybrides sont intermédiaires aux densités mesurées chez les parents de ces hybrides et (b) que la variabilité de cette densité est bien plus importante chez les hybrides que chez les non hybrides.

|                          | spécimen 1 | spécimen 2 | moyenne    |
|--------------------------|------------|------------|------------|
| <i>B. cruciata</i>       | 30,7       |            |            |
| <i>B. lietzei</i>        | 20,6       | 22,6       | 21,6 ± 1,0 |
| <i>B. damacenoï</i>      | 24,6       | 30,6       | 27,6 ± 3,0 |
| <i>B. cornigera</i>      | 22,8       |            |            |
| <i>B. albinoï</i>        | 37,7       | 39,1       | 38,4 ± 0,7 |
| <i>B. riograndensis</i>  | 36,9       |            |            |
| <i>B. cornigera</i>      | 22,8       |            |            |
| <i>B. silvana</i>        | 36,2       |            |            |
| <i>B. guttfreundiana</i> | 27,9       | 35,7       | 31,8 ± 3,9 |

### Tableau 2

moyenne de la densité de stomates par mm<sup>2</sup> de feuille mesurée sur les feuilles d'un ou deux spécimens de *Baptistonia*

Au vu de ce faisceau d'arguments, on peut considérer que l'hypothèse d'une origine hybride des trois taxons étudiés est vérifiée.

*Baptistonia* *x**damacenoï* Chiron & V.P. Castro, in *Richardiana* 4(3):118 (2004)  
synonyme : *Baptistonia calimaniorum* V.P. Castro, in *Boletim CAOB* 72 :67 (2008), *syn. nov.*

Castro Neto (2008) a décrit une espèce de la Serra do Castelo qui entre tout à fait dans la variabilité de *B. xdamacenoï* et que nous réduisons ici à un synonyme de ce dernier.

*Baptistonia* *x**guttfreundiana* (Chiron & V.P. Castro) Chiron & V.P. Castro, in *Richardiana* 4(3):117 (2004)

synonymes : *Oncidium guttfreundianum* Chiron & V.P. Castro, in *Richardiana* 3(3):122 (2003) – *Baptistonia xregentii* V.P. Castro & Chiron, in *Richardiana* 5(4):187 (2005), *syn. nov.*

Ce dernier taxon a été décrit comme hybride naturel entre *B. guttfreundiana* et *B. silvana*. Il entre tout à fait dans la variabilité de *B. xguttfreundiana*, lui-même hybride de *B. silvana*.

*Baptistonia* *x**riograndensis* (Cogniaux) V.P. Castro & Chiron, in *Richardiana* 4(3) :118 (2004)

synonymes : *Oncidium riograndense* Cogniaux, in *Flora Brasiliensis* III.6:446 (1906) – *Oncidium xcassolanum* V.P. Castro & Campacci, in *Richardiana* 1(3):114 (2001)

La planche page 117 illustre la variabilité de ces taxons.

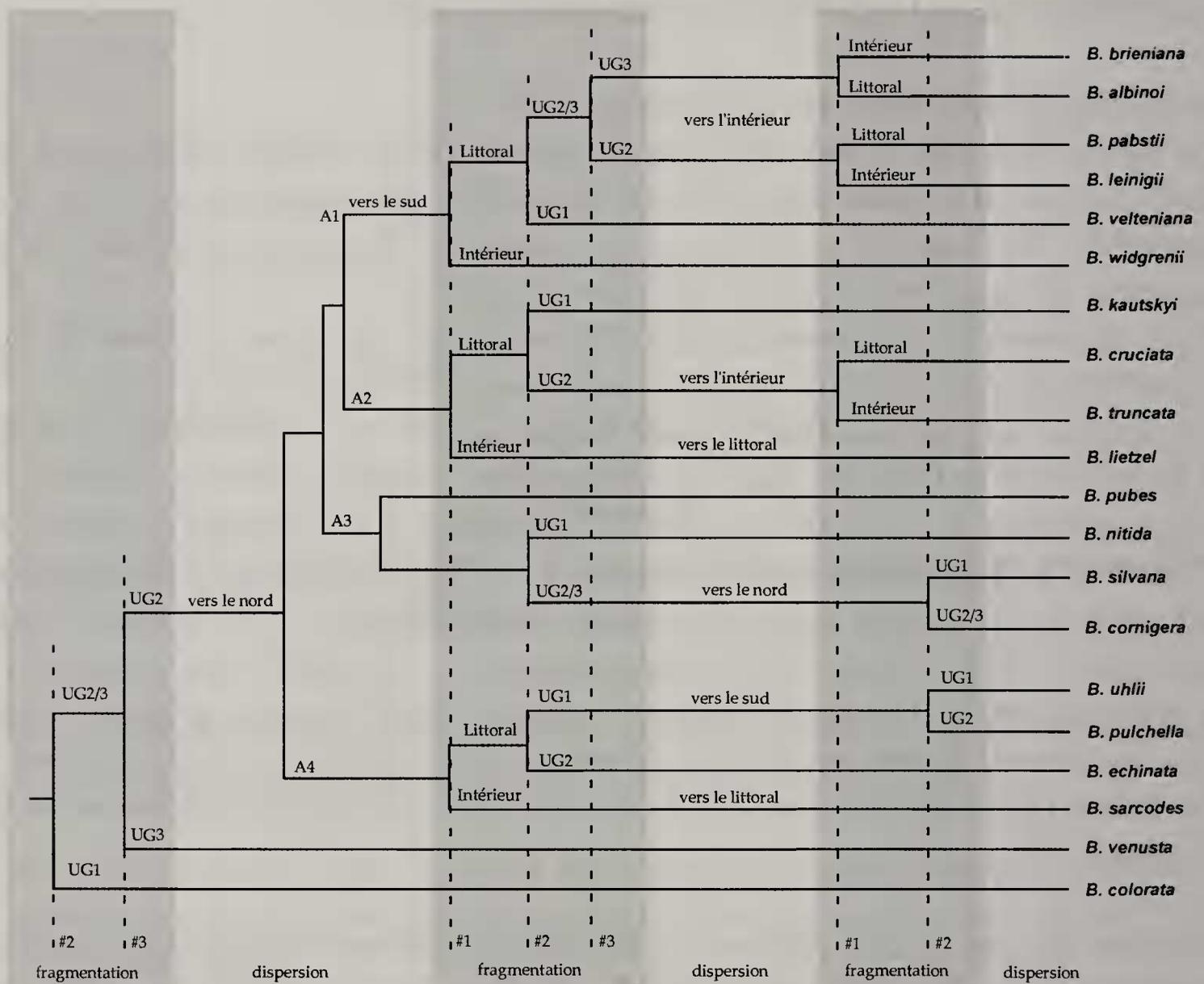
### *Spéciation allopatrique après fragmentation*

La figure 5 illustre l'arbre phylogénétique du genre (compte non tenu des trois espèces d'origine hybride), sur lequel ont été reportées les aires de présence des espèces actuelles et les aires de présence probables des ancêtres des groupes monophylétiques d'espèces.

Trois épisodes de sécheresse suffisent à expliquer une grande partie de la topologie de l'arbre et une grande partie de la distribution du genre.

Au cours d'un premier épisode, une fragmentation le long de la ligne 2 est à l'origine de la branche allant à *Baptistonia colorata*, puis une deuxième fragmentation, le long de la ligne 3, a conduit à *B. venusta* (Drappier) Chiron et à l'ancêtre des quatre groupes 1 à 4. Après la fin de la sécheresse, cet ancêtre commun a pu se disperser, essentiellement vers le nord. Son évolution vers chacun des quatre groupes ne semble pas pouvoir s'expliquer par la théorie des refuges, pour la raison que ces groupes sont tous largement dispersés. Nous proposerons plus loin une autre hypothèse. De même pour l'apparition de *B. pubes* (Lindley) Chiron & V.P. Castro dans le groupe 3.

Chacun de ces quatre groupes a été affecté par un second épisode de sécheresse. Une première fragmentation, le long de la ligne 1, a mené, dans le groupe 1, vers *B. widgrenii* (Lindley) V.P. Castro & Chiron (et l'ancêtre des autres membres du groupe) ; dans le groupe 2, vers *B. lietzei* ; dans le groupe 4, vers *B. sarcodes* (Lindley) Chiron & V.P. Castro. Une deuxième fragmentation, le long de la ligne 2, a mené vers *B. velteniana* V.P. Castro & Chiron (et l'ancêtre du reste du groupe) dans le groupe 1 ; vers *B. kautskyi* (Pabst) V.P. Castro & Chiron dans le groupe 2 ; *B. nitida* (Barbosa Rodrigues) V.P. Castro & Chiron dans le groupe 3 ; *B. echinata* Barbosa Rodrigues dans le groupe 4. La troisième fragmentation, le long de la ligne 3, ne concerne que le groupe 1 et a séparé les espèces du sud (*B. albinoi* et *B. brieniana* [Reichenbach f.] V.P. Castro & Chiron) des espèces du nord (*B. leinigii* [Pabst] V.P. Castro & Chiron et *B. pabstii* [Campacci & C. Espejo] V.P. Castro & Chiron). Après une période plus humide, qui a permis une extension des habitats des différentes espèces existant alors, un troisième épisode sec permet d'expliquer les ultimes spéciations, comme schématisé sur la figure 5.



**Fig. 5 : Phylogénie et distribution du genre *Baptistonia***

(les espèces d'origine hybride ont été ignorées)

A1, A2, A3, A4 : ancêtres des groupes 1 à 4

#1, #2, #3 : lignes de fragmentation 1 à 3

UG1 : unité géographique au nord de la ligne de fragmentation 2

UG3 : unité géographique au sud de la ligne de fragmentation 3

UG2 : unité géographique située entre les lignes 2 et 3

### *Différenciation sympatrique liée aux pollinisateurs*

La différenciation en quatre groupes, au cours de la période humide comprise entre les première et deuxième périodes sèches, peut sans doute s'expliquer par les différences dans les pollinisateurs ayant interagi avec les ancêtres A1 à A4. En effet, l'examen des teneurs en différentes classes

d'huiles florales produites par les espèces actuelles appartenant à ces groupes montre (Chiron *et al.*, 2009) :

- une première importante modification de ces teneurs chez A4 (réduction de plus d'un facteur 3 de la teneur en composés aliphatiques, accompagnée d'une augmentation modérée – 40% – de la teneur en acides gras et d'une faible réduction de la teneur en alcanes) ;
- une deuxième modification affectant l'ancêtre de A1 et A2 (multiplication par 2,5 de la teneur en diènes) ;
- et enfin une augmentation significative – environ 20% – de la teneur en alcanes chez A1.

Dans le groupe 3, non affecté par les évolutions ci-dessus, on observe une forte augmentation (multiplication par un facteur supérieur à 3) de la teneur en composés aliphatiques chez *B. pubes*, ainsi que, chez l'ancêtre des autres espèces du groupe, une modification significative des teneurs en acides gras (doublement) et en alcanes (-40%).

## Conclusion

La combinaison des trois mécanismes de différenciation (spéciation allopatrique après fragmentation et isolement des populations – coévolution avec les pollinisateurs – fixation de populations issues de l'hybridation naturelle d'autres espèces) permet en fin de compte d'expliquer la totalité des relations phylogénétiques et de la distribution géographique du genre *Baptistonia*.

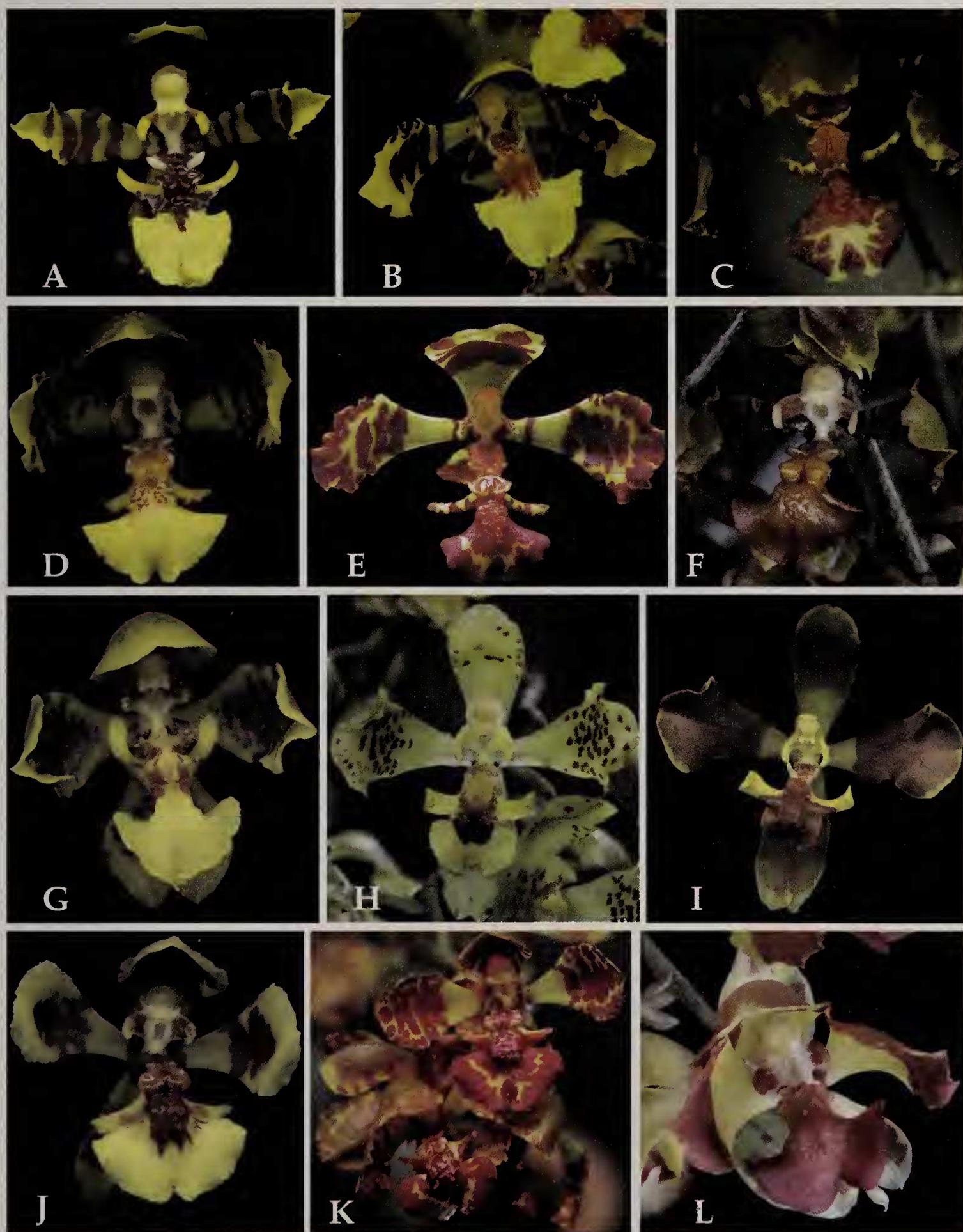
La chronologie au cours du deuxième épisode de sécheresse semble indiquer que la réduction de la forêt tropicale atlantique du sud-est brésilien a commencé par une fragmentation intérieur-littoral et s'est poursuivie par une fragmentation nord-sud au niveau de la vallée du Rio Paraiba do Sul puis une fragmentation nord-sud au niveau de la vallée du Rio Itararé. Cette chronologie semble respectée pour les deux autres épisodes secs, même si les trois fragmentations ne se reflètent pas toutes dans la topologie de l'arbre phylogénétique au niveau de ces deux épisodes.

Les trois épisodes de sécheresse invoqués pour expliquer l'évolution du genre *Baptistonia* pourraient correspondre aux trois dernières glaciations : période glaciaire de Mindel (environ 480-430 milliers d'années avant le

présent), période glaciaire de Riss (240-180 milliers d'années avant le présent) et période glaciaire de Würm (120-12 milliers d'années). La période interglaciaire entre les périodes de Mindel et de Riss a été suffisamment longue (environ 200 000 ans) pour que la spéciation par adaptation aux pollinisateurs, telle que suggérée par les compositions des huiles florales, ait pu se réaliser.

## Bibliographie

- Castro Neto, V.P., 2008. Uma nova *Baptistonia* do Espírito Santo. *Boletim CAOB* 72:67-70
- Chiron, G., 2007a. Note sur la distribution géographique de *Baptistonia Barbosa Rodrigues* (Orchidaceae, Oncidiinae). *Richardiana* 7(4):145-173.
- Chiron, G., 2007b. Phylogenetic analyses of the genus *Baptistonia* (Orchidaceae, Oncidiinae) sensu lato based on morphological characters. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 1(2):913-931.
- Chiron, G., 2008. *Baptistonia Barbosa Rodrigues* (Orchidaceae, Oncidiinae) – Notes taxinomiques 2. *Richardiana* 8(3):111-125.
- Chiron, G. & J. Guiard, 2008. Anatomie foliaire du genre *Baptistonia* Barb. Rodr. (Orchidaceae : Oncidiinae). *Candollea* 63(1): 101-113.
- Chiron, G., R.P. Oliveira, T.M. Santos, F. Bellvert, C. Bertrand & C. van den Berg, in press. Phylogeny and evolution of *Baptistonia* (Orchidaceae, Oncidiinae) based on molecular analyses, morphology and floral oil evidences. *Plant Systematics and Evolution*.
- Colinvaux, P.A., 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecology and Biogeography* 7:95-96.
- Colinvaux, P.A. & P.E. de Oliveira, 2000. Paleoeecology and climate of the Amazonia basin during the last glacial cycle. *Journal of Quaternary Science* 15:347-356.
- Colinvaux, P.A. & P.E. de Oliveira, 2001. Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 166:51-63.
- Colinvaux, P.A., P.E. de Oliveira, J.E. Moreno, M.C. Miller & M.B. Bush, 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274:85-88.
- Colinvaux, P.A., M.B. Bush, M. Steinitz-Kannan & M.C. Miller, 1997. Glacial and postglacial pollen records from the Ecuadorian Andes and Amazon. *Quaternary Research* 48:69-78.



A : *Baptistonia cruciata* – B, C, D, E : *B. damaceni* (E : type de *B. calimaniorum*)  
 – F : *B. lietzei* – G : *B. cornigera* – H : *B. riograndensis* – I : *B. albinoi* –  
 J, K : *B. gutfreundiana* (K : type de *B. regentii*) – L : *B. silvana*  
 Ph. : Guy Chiron sauf E et K : Vitorino P. Castro Neto

- Colinvaux, P.A., P.E. de Oliveira & M.B. Bush, 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19:141-169.
- Dressler, R.L., 1990. *The Orchids. Natural History and Classification*. Ed. 1990, Harvard University Press, Harvard.
- Haffer, J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- Haffer, J., 1987. Quaternary history of tropical America, in Whitmore, T. C. & G. T. Prance, éds. *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford, USA.
- Haffer, J. & G.T. Prance, 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados* 16(46):175-206.
- Hammer, O., D.A.T. Harper & P.D. Ryan, 2007. PAST, PAleontological STatistics, ver. 1.73. 4 septembre 2007.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), 2002. Mapa de clima do Brasil. Rio de Janeiro
- Tonhasca, A., 2005. *Ecologia e História Natural da Mata Atlântica*. Ed. Interciência, Rio de Janeiro.
- Whitmore, T. C. & G. T. Prance, éds, 1987. *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford, USA.
- Zietkiewicz, E., A. Rafalski & D. Labuda, 1994. Genome Fingerprinting by Simple Sequence Repeat (SSR)-Anchored Polymerase Chain Reaction Amplification. *Genomics* 20:176-183.

---

\* Herbiers, Université de Lyon 1, F-69622 VILLEURBANNE Cedex (France)  
g.r.chiron@wanadoo.fr